Acta Œcologica
Œcol. Gener., 1984, Vol. 5, n° 2, p. 181-199.

Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau)

II. — *Fermeture des clairières actuelles*

A. Faille [1],

[1] *Laboratoire de Biologie végétale et Écologie forestière, Université de Paris-VII, route Tour Denecourt, 77300 Fontainebleau*

G. Lemée et J. Y. Pontailler [2]

[2] *Laboratoire d'Écologie végétale, Université de Paris-XI, 91405 Orsay*

RÉSUMÉ

La fermeture des clairières provoquées par la mort d'arbres est assurée selon trois stratégies dont les mécanismes et l'efficacité sont décrits : l'élargissement des couronnes d'arbres sur les bordures, la libération de tiges réprimées antérieurement par l'ombrage, la régénération à partir de semis postérieurs aux ouvertures. Par sa prédominance sur les autres arbres et sa résistance à l'ombrage, le hêtre est l'agent essentiel de cette dynamique.

La fermeture par régénération, d'importance décisive dans le cas de grandes clairières dépourvues d'arbustes ou d'arbres bas au moment de leur formation, est ralentie par une prédation importante et, dans certains cas, la colonisation par des héliophytes sociales. On a reconnu trois stades dans l'évolution de la fermeture par régénération : un stade d'attente de la première faînée réussie, un stade d'établissement d'un peuplement ouvert et un stade de peuplement fermé par élargissement des couronnes et installation de nouvelles régénérations dans les vides.

La comparaison des deux inventaires séparés par un intervalle de 10 ou 13 ans, met en évidence une réduction importante de la surface en phase de clairière après les importantes chutes par coups de vent en 1967.

MOTS-CLÉS : *Stratégies de fermeture des clairières - Évolution des clairières - Régénération - Réserves biologiques*

SUMMARY

The closing of gaps caused by the death of trees is ensured according to three strategies, the mechanisms and efficiency of which are described: tree crowns enlarging along edges, releasing of stems previously suppressed by shading and regeneration from seedlings established later in openings. By its pre-eminence on other trees and its shade-resistence, beech is the essential agent of this dynamics.

Closing by regeneration is of decisive importance in cases of large gaps void of shrubs or small trees; it is slowed down by a heavy predation and sometimes colonization by social heliophytes. Three stages have been recognized during closing by regeneration: a preliminary stage before the first mast-year, a stage of establishment of open populations and a stage of populations closed by crown enlargement and appearance of new regeneration.

The comparison between two inventories with an interval of 10 or 13 years show an important reduction of the gap area left by the windfalls in 1967.

KEY-WORDS: *Forest dynamics - Gap - Regeneration - Biological reserves*

INTRODUCTION

Dans toute forêt non exploitée, les ouvertures provoquées dans le peuplement arborescent par la mort de grands arbres initient localement une phase de déstabilisation de plus ou moins longue durée. De nombreuses publications ont décrit ces perturbations dans leurs divers aspects mésologiques, floristiques et biologiques. La réorganisation structurale met en œuvre différentes stratégies dont l'importance respective varie suivant la composition taxonomique du matériel végétal et les dimensions des ouvertures, et dont on trouve une description, pour la forêt tempérée, dans des publications de MARKS (1974), HARPER (1977), CONNELL & SLATYER (1977), OLIVER (1981).

Ces stratégies concernent soit la végétation antérieure à l'ouverture soit l'établissement de nouveaux individus postérieurement à la perturbation. Les premières sont l'extension latérale des couronnes d'arbres périphériques, la formation par ceux-ci de branches basses dites épicormiques, la production de rejets de souche d'arbres endommagés, l'apparition de drageons sur les racines, la libération de tiges antérieurement réprimées par l'ombrage. Les individus qui s'établissent après l'ouverture proviennent de la germination de graines dormantes antérieurement enfouies dans le sol ou de celle de graines dont l'arrivée est postérieure. Les graines proviennent d'arbres du peuplement *in situ* ou extérieurs à celui-ci ; les premières, qui appartiennent généralement à des espèces résistantes à l'ombrage, sont lourdes et dépourvues de moyens de dissémination ; les secondes sont produites par des espèces intolérantes à l'ombrage et possèdent des moyens de dissémination par anémochorie ou ornithochorie.

Ces différentes modalités de fermeture des vides ont été reconnues et amplement décrites dans les forêts du nord-est des États-Unis auxquelles participent d'assez nombreuses espèces ligneuses. Dans les plaines d'Europe occidentale et centrale, on a également décrit des successions cycliques où les vides dans les peuplements d'espèces de stades terminaux sont colonisés par des espèces pionnières telles que le frêne dans les hêtraies du sud de l'Angleterre (WATT, 1925), le bouleau, le peuplier tremble et le chêne pédonculé dans des forêts de hêtre, charme et houx du nord-ouest de l'Allemagne (KOOP, 1981) et la forêt de tilleul, charme et épicéa de Bialowieza en Pologne (FALINSKI, 1978).

Les réserves biologiques intégrales de la Tillaie et du Gros Fouteau en forêt de Fontainebleau, dont les écosystèmes ont été décrits par ailleurs (LEMÉE, 1978), constituent un cas original quant à leur peuplement ligneux qui est dominé fortement par une seule espèce, le hêtre, très tolérant à l'ombrage et qui assure actuellement pour l'essentiel la fermeture des vides. Cet état est le résultat du remplacement progressif du chêne par le hêtre depuis plusieurs siècles, mis en évidence à la Tillaie par un diagramme pollinique (GUILLET & ROBIN, 1972). L'inventaire des origines, de l'étendue et de la densité des ouvertures actuelles a fait l'objet d'une précédente publication (FAILLE *et al.*, 1984). Cette seconde partie est la description des stratégies de fermeture mises en œuvre ainsi que des obstacles d'ordres divers rencontrés par la régénération.

MÉTHODES D'INVESTIGATION

Les modifications intervenues dans le nombre des ouvertures et leur surface individuelle à la Tillaie entre 1968 et 1980-1981, au Gros Fouteau entre 1971 et 1980-1981 ressortent de la comparaison des levés cartographiques au 1/1 000 réalisés à ces dates. Ont été considérées comme étant en

phase de clairière les surfaces hors de la projection verticale des couronnes des arbres et arbustes périphériques. La surface occupée par de jeunes tiges isolées à l'intérieur des clairières a été retenue dans les deux inventaires comme appartenant à celles-ci. Par contre, les jeunes peuplements fermés et les fourrés de houx, qui créent un microclimat forestier, ont été considérés comme n'appartenant pas aux ouvertures actuelles.

Pour 149 clairières à la Tillaie et 77 au Gros Fouteau, les caractères suivants ont été relevés : dénombrement des espèces ligneuses respectivement antérieures et postérieures aux ouvertures, surface relative couverte par celles-ci, présence d'abroutissements, affouillement du sol par les sangliers, présence et extension d'espèces héliophiles herbacées et suffrutescentes dont les peuplements denses peuvent constituer un obstacle à la régénération.

Les modalités de fermeture des clairières ont fait l'objet d'échantillonnages concernant :

1) l'allongement annuel des rameaux plagiotropes périphériques d'arbres en bordure de clairières et de jeunes tiges isolées à l'intérieur de celles-ci;

2) la stimulation de la croissance d'arbres antérieurement réprimés sous la strate supérieure, par mesure de l'accroissement annuel du diamètre à 1,30 m sur des individus dégagés par les tempêtes de 1967 comparativement à celui d'individus demeurés ombragés;

3) la régénération par semis à ses stades successifs;

4) la densité et la distribution des âges ainsi que de paramètres dimensionnels (hauteur totale et diamètre des tiges à 15 cm de la base) de jeunes peuplements refermés entre les deux inventaires.

Par ailleurs, des levés cartographiques à 1/100 ou 1/200 illustrent les stratégies de fermeture et leur efficacité respective entre 1967 et 1972 dans des clairières de caractéristiques différentes.

RÉSULTATS

I. — Modalités de fermeture

La résorption des vides créés par mort d'arbres se réalise selon trois stratégies principales : la croissance latérale des arbres périphériques, celle des tiges du sous-étage libérées de l'ombrage, l'apparition de nouvelles populations à partir de semis postérieurs à l'ouverture.

A) *Résorption par croissance latérale des couronnes de hêtres antérieurs à l'ouverture*

L'exposition à un éclairement fort de la partie latérale des couronnes d'arbres entourant l'ouverture provoque une stimulation de la croissance et une augmentation du nombre de rameaux longs ou auxiblastes, justement nommés « rameaux d'exploration » (Renard, 1971; Thiebaut, 1982). Les mesures faites sur des rameaux subhorizontaux de hêtres après chute ou cassure de ceux-ci ont donné pour les dernières années de croissance les résultats figurant au tableau I. Ainsi les arbres de futaie élargiraient en moyenne leur couronne de 1 m en 6-7 ans sur leur face libre. Des mesures faites sur des branches basses, dites épicormiques, issues de troncs de hêtres en bordure de clairières anciennes ont donné des résultats identiques (tableau I).

B) *Résorption par la libération du sous-étage arbustif*

La mort d'arbres peut libérer de l'ombrage un sous-étage arbustif discontinu où le hêtre est fortement dominant, après le houx cependant au Gros Fouteau où ce dernier était présent dans la moitié des clairières antérieurement à leur ouverture (tableau II).

L'allongement annuel moyen des rameaux horizontaux du houx (tableau I) est supérieur en clairière à son accroissement sous couvert (Clabault, 1978). Cette

espèce utilise un autre mode d'occupation des espaces vides, qui est l'extension à la périphérie de ses fourrés par formation de drageons (CLABAULT & LEMÉE, 1980).

TABLEAU I. — *Allongement annuel des rameaux latéraux du hêtre et du houx sur les parois et à l'intérieur des clairières, en centimètres (3 à 4 dernières années par rameau).*

	Nombre d'individus	Nombre de mesures	Allongement annuel moyen	Valeurs extrêmes
HETRE				
Arbres âgés, couronnes	8	256	15,76 ± 0,92*	6-40
Id., branches basses (épicormiques)	20	120	16,89 ± 1,16	7-34
Arbustes postérieurs à l'ouverture	25	140	25,6 ± 1,60	10-56
HOUX				
Rameaux subhorizontaux	10	49	15,06 ± 1,21	7-25

(*) Intervalle de confiance de la moyenne au risque de 5 %.

TABLEAU II. — *Espèces des strates dominées dégagées par l'ouverture de clairières. État en 1980-1981.*

	Nombre d'ouvertures où l'espèce est présente	Nombre total d'individus	Surface totale des couronnes, m^2
TILLAIE (149 clair.)			
Fagus silvatica	28	275	240
Ilex aquifolium	9	20	15
Sorbus latifolia	3	5	5
Carpinus betulus	1	3	5
Acer campestre	2	2	-
Mespilus germanica	1	1	-
G. FOUTEAU (77 clair.)			
Fagus silvatica	22	84	200
Ilex aquifolium	39	65 *	400
Carpinus betulus	3	9	12
Acer campestre	1	1	-
Mespilus germanica	1	1	-

(*) Sont comptés comme unités les fourrés et les tiges isolées.

L'élargissement des hêtres libérés du couvert n'a pas été mesuré, mais nous avons observé le processus classique d'augmentation de l'accroissement radial du tronc dans les années qui ont suivi la chute de grands arbres lors des tempêtes de 1967; pour une surface permanente établie en 1965 à la Tillaie, le tableau III montre cette

stimulation croissante de l'augmentation de diamètre de 16 hêtres dégagés sans mutilations par rapport à 16 hêtres demeurés sans ombrage, le diamètre initial étant échelonné dans les deux échantillons entre 3 et 15 cm.

TABLEAU III. — *Accroissement annuel moyen en millimètres du diamètre à 130 cm de 16 hêtres maintenus sous ombrage et de 15 hêtres libérés de celui-ci (diamètre initial entre 3 et 16 cm)*

	1966	1967	1968	1969	1970
1. Hêtres maintenus sous ombrage	2,92	3,08	3,85	4,63	3,86
2. Hêtres dégagés en mai 1967	2,90	3,04	6,87	9,22	9,08
Rapport 2/1	0,99	0,99	1,78	1,99	2,35

C) *Fermeture par régénération*

L'inventaire des espèces ligneuses qui ont germé postérieurement aux ouvertures des clairières actuelles fait l'objet du tableau IV. Après le hêtre, de loin le mieux représenté, viennent le houx, le chêne sessile, le charme, le bouleau et le frêne, à l'image de leur fréquence décroissante actuelle dans les réserves. Le saule marsault

TABLEAU IV. — *Espèces ligneuses apparues à l'intérieur des clairières actuelles postérieurement à leur ouverture. État en 1980-1981*

	Nombre d'ouvertures où l'espèce est présente		Nombre total d'individus	
	Tillaie 145 ouvertures	G. Fouteau 77 ouvertures	Tillaie	G. Fouteau
ARBRES				
Fagus silvatica	113	65	env. 1200	env. 810
Quercus petraea	43	13	env. 150	31
Carpinus betulus	31	14	env. 100	46
Fraxinus excelsior	7	–	15	–
Betula verrucosa	6	–	12	–
Sorbus sp.	6	2	8	2
Acer campestre	4	–	8	–
Pinus sylvestris	2	–	7	–
ARBUSTES				
Ilex aquifolium	42	19	?	44
Salix capraea	6	–	8	–
Mespilus germanica	2	1	2	1
Frangula alnus	1	2	1	2
Prunus spinosa	2	–	5	–
Prunus avium	1	–	1	–
Prunus sp.	1	–	6	–
Crataegus monogyna	1	–	1	–

s'est implanté sur une petite partie de la périphérie de la Tillaie à la suite d'une coupe faite sur ses lisières en 1964-1965, où il est maintenant fertile. Les autres espèces, absentes des réserves à l'état adulte, sont donc arrivées de l'extérieur grâce à leurs diaspores anémochores ou ornithochores. L'établissement des espèces le mieux représentées a fait l'objet d'observations particulières.

1) *Le hêtre* est connu pour les difficultés que rencontre sa régénération dans ses phases successives (voir par ex. WATT, 1923; le TACON *et al.*, 1976; LE TACON et OSWALD, 1978). Dans la réserve de la Tillaie, la production et la destinée de trois bonnes faînées, en 1968, 1970 et 1977, ont été établies par SCHMITT (*in* LE LOUARN et SCHMITT, 1972) et par PONTAILLER (1979); seule celle de 1968 gardait un nombre non négligeable de faînes susceptibles de germer à la sortie de l'hiver, avec une quantité moyenne de 20 par m^2. En 1965, une forte faînée fut suivie d'un bon établissement de semis dont l'évolution a été observée pendant plusieurs années sur des surfaces permanentes sans protection. Le tableau V retrace cette évolution dans deux placettes sous futaie de hêtres et dans deux clairières en conditions de sol et d'éclairement différentes. Le taux de mortalité a été plus faible dans les clairières où, la quatrième année, respectivement 70 % et 90 % des semis survivaient.

TABLEAU V. — *Évolution de l'effectif des semis sur des placettes de 24 m² dépourvues de protection contre les prédateurs.*

	1966		1967		1968	1969
	août	oct.	juin	sept.	mai	juin
Futaie âgée à Brachypodium silvaticum, sol lessivé	256	230	37	34	X	-
Futaie âgée nue, sol podzolique	11	10	10	9	6	4
Clairière ombragée à Brachyp. silvat., sol lessivé	123	90	90	90	90	87
Clairière ensoleillée nue, sol lessivé podzolique	38	38	38	38	34	34

(X) Déracinement important par des sangliers.

La dispersion des faînes dans les ouvertures n'est pas uniforme : à la suite d'une production moyenne en 1982, le nombre de fruits sains en février était de 75 sur huit surfaces de 1 m^2 à l'aplomb des couronnes en bordure de deux clairières de plus de 1 000 m^2 et de 18 seulement dans leur partie centrale où la proportion de fruits vides ou parasités, plus légers, était plus élevée. Ces observations sont en conformité avec celles de MARKUS en Allemagne (*in* OSWALD, 1982). Ceci explique au moins en partie la plus grande densité de jeunes tiges à la périphérie des ouvertures, disposition déjà soulignée en 1925 par WATT dans des hêtraies anglaises.

La surface relative couverte en 1980-1981 par les jeunes hêtres isolés dans les vides fait l'objet du tableau VI; elle est très variable d'une clairière à une autre. L'accroissement important de leurs « rameaux d'exploration » (tableau I) contribue plus activement à la fermeture que celui des arbres âgés.

TABLEAU VI. — *Répartition des taux de recouvrement par les couronnes de jeunes hêtres isolés dans les clairières en 1980-1981.*

Surface couverte %	Nombre d'ouvertures Tillaie	G. Fouteau	Total
0	32	13	45
5	30	18	48
6-20	47	32	79
21-50	31	12	43
50	5	2	7

2) *Le chêne sessile* est représenté dans les réserves surtout par des individus âgés, mais fertiles, isolés ou en petits groupes parmi la population de hêtres avec une densité moyenne de 9 par ha au Gros Fouteau, de 1,6 seulement à la Tillaie. La production de glands n'a pas lieu tous les ans; elle varie d'un arbre à l'autre et selon les années. Des prélèvements effectués en 1969, année de bonne glandée, dans les réserves ont montré une production moyenne de 127 glands par m^2 sous des chênes dont la couronne était dégagée, tombant à 21 sous des chênes isolés parmi les hêtres de même hauteur (A. SCHMITT, non publié). La consommation de glands par les prédateurs paraît moins importante que celle des faînes : dans des chênaies en coupe de régénération en forêt de Fontainebleau, INGRAIN (1979) observait qu'une forte glandée en 1976 avait préservé au printemps suivant 78 à 87 % de sa production. Au moyen de grillages protecteurs contre les animaux à l'exception des petits rongeurs, VINCENT (1977) constatait dans deux futaies de chênes dont l'une est adjacente à la réserve du Gros Fouteau que la disparition était de 40 % au printemps suivant une glandée moyenne, mais s'élevait à 60 % sur des surfaces voisines sans protection.

3) *Le charme*, représenté dans les réserves par des individus adultes isolés ou en petits groupes, dissémine de nombreuses diaspores qui sont consommées dans une forte proportion. Des observations faites dans des surfaces permanentes établies en 1966 ont mis en évidence l'élimination complète des semis après deux ans dans les stations sous futaie, mais leur survivance après trois ans à l'intérieur des clairières. Le charme n'a été rencontré que dans 20 % de l'ensemble des clairières (tableau IV); il n'y est représenté le plus souvent que par quelques individus dont le nombre ne dépasse 10 tiges que dans trois ouvertures. La moitié de ces clairières où le charme est présent se situe sur sol lessivé, la majorité des autres étant sur sol lessivé podzolique; trois clairières seulement, avec chacune un seul charme, se trouvent sur sol podzolique ou sur podzol. Enfin ces ouvertures sont généralement proches des lisières.

4) *Le houx* est abondant au Gros Fouteau où l'on en trouve de nombreuses germinations, mais qui disparaissent presque toutes en quelques années. Selon PETERKEN (1966), les herbivores seraient la cause principale de cette mortalité; cet auteur note qu'après cinq ans le taux de survie le plus élevé, de 3,25 %, se trouvait dans les ouvertures d'un peuplement mixte de chênes et de hêtres. Par contre, le houx a la capacité de produire activement en bordure de sa couronne des drageons

susceptibles de donner naissance à de nouvelles tiges et d'étendre ainsi ses fourrés par voie végétative (CLABAULT & LEMÉE, 1980).

II. — OBSTACLES A LA FERMETURE

Les freins rencontrés par la fermeture des vides concernent la régénération qui est soumise à des aléas d'ordre climatique, édaphique, mais surtout biologique.

A) *Adversités climatiques*

Si les gelées tardives sont exceptionnelles sur les parties hautes de la forêt de Fontainebleau, le risque d'une action de sécheresses prolongées existe sur le substrat de sable filtrant et à faible capacité de rétention des réserves (FARDJAH *et al.*, 1980). A la suite de l'été très sec de 1976, la mortalité des hêtres dans la classe d'âge de 8 à 15 ans était de 34 % sur une large surface déboisée proche de la Tillaie, 24 % sous le stade de futaie, mais seulement 3,3 % dans les ouvertures (PONTAILLER, 1979); elle était provoquée dans la première de ces stations par les conditions microclimatiques sévères et la concurrence hydrique de la strate herbacée, dans la seconde par la concurrence hydrique des hêtres, tous ces facteurs de mortalité étant très atténués dans les clairières.

B) *Caractères édaphiques*

La carte des sols de la Tillaie (*in* BOUCHON *et al.*, 1973) met en évidence une séquence depuis le sol brun lessivé jusqu'au podzol forestier en passant par les sols lessivé, lessivé-podzolique et podzolique. Il est connu que l'abondance des fructifications du hêtre augmente avec la fertilité du sol et que l'implantation des semis devient plus difficile lorsque l'humus se rapproche du type « mor » (LE TACON, 1982). On constate en effet que sa régénération est moins bien assurée sur le podzol et le sol podzolique de la Tillaie.

C) *Facteurs biologiques*

La parasitisme, la prédation et la compétition interviennent dans la régénération. Nous nous sommes intéressés plus particulièrement aux deux dernières.

1) *La prédation* s'exerce aux stades successifs de la régénération. Après les prélèvements au stade de graine dont il a été traité précédemment, les germinations et jeunes plants subissent des destructions par les rongeurs et les cervidés, souvent décrites pour le chêne et le hêtre (WATT, 1919; 1923; SHAW, 1968; HUSS, 1972; etc.). Ces dégâts se poursuivent au stade arbustif bas de manière assez apparente pour le hêtre, le charme et le houx (tableau VII). Il s'agit essentiellement du chevreuil pour lequel la diversité des structures végétales dans les réserves est très attractive. Les charmes sont fortement abroutis et prennent la forme de buissons bas très ramifiés. Les hêtres sont peu abroutis et leur croissance en hauteur exceptionnellement réduite. Les houx sont proportionnellement plus mutilés à la Tillaie qu'au Gros Fouteau où ils sont beaucoup plus abondants; la croissance en hauteur des jeunes tiges peut être bloquée, ainsi que l'ont également remarqué PETERKEN & LLOYD (1967) en Angleterre. Les cicatrices de frottis que l'on voit sur toutes les tiges de houx entre 20 et 140 cm au-dessus du sol soulignent la fréquentation par le chevreuil. Quant aux jeunes chênes des clairières, dont la hauteur est partout inférieure à 80 cm, l'abroutissement semble intervenir à un stade très précoce de sorte que, à moins d'un examen très attentif, il est souvent difficile de distinguer le degré d'abroutissement des sujets.

TABLEAU VII. — *Nombre d'ouvertures avec abroutissement d'espèces ligneuses et leur proportion par rapport au nombre d'ouvertures dans lesquelles ces espèces sont présentes.*

	Hêtre		Charme		Houx	
	n	%	n	%	n	%
Tillaie	24	21	24	77	12	28
Gros Fouteau	13	20	10	71,5	5	26

Le sanglier, en retournant l'horizon supérieur du sol, peut déraciner des semis; 8 ouvertures au Gros Fouteau et 22 à la Tillaie portaient en 1980-1981 des traces de labour de dimensions et d'âge différents.

2) *La compétition* par la végétation herbacée ou arbustive est une cause d'échec de la régénération. Les herbes du sous-bois subsistant dans les clairières ont une action assez faible. Ce sont les héliophytes formant rapidement des peuplements denses et étendus dans les ouvertures par voie végétative qui entravent l'établissement des germinations. Ces espèces, dont la répartition dans les clairières fait l'objet du tableau VIII, diffèrent par leur origine, leur écologie et leur efficacité.

Le *Brachypodium pinnatum* et le *Calamagrostis epigeios* proviennent de pelouses

TABLEAU VIII. — *Nombre d'ouvertures colonisées par des héliophytes sociales et leur répartition par classes de recouvrement en 1980-1981.*

		Tillaie		Gros Fouteau	
Brachypodium pinnatum	5 %	1	18 (12%)*	5	14 (18%)*
	6-20	4		2	
	21-50	9		4	
	50	4		3	
Calamagrostis epigeios	5 %	4	27 (18%)	6	10 (13%)
	6-20	8		3	
	21-50	13		1	
	50	2		0	
Pteridium aquilinum	5 %	8	57 (38%)	12	52 (67%)
	6-20	3		12	
	21-50	34		15	
	50	12		13	
Rubus fruticosus	5 %	28	·118 (79%)	18	18 (23%)
	6-20	50		0	
	21-50	36		0	
	50	4		0	

(*) % du nombre total de clairières inventoriées.

et de coupes extérieures aux réserves. Le premier forme dans ces dernières des gazons continus atteignant plusieurs dizaines de mètres carrés dans des clairières anciennes sur sol brun lessivé. Le second, édaphiquement plus tolérant, ne fait défaut que sur les podzols; ses peuplements, décrits par FAILLE et FARDJAH (1977), montrent une extension rapide, mais aussi un dépérissement de leur partie centrale, la plus ancienne, après quelques années. Pendant leur phase de plein développement, les peuplements denses constituent un obstacle sévère à la régénération en intervenant au moins à deux niveaux : tout d'abord ils peuvent entraver l'enracinement des germinations par la formation d'une litière épaisse; ensuite, les jeunes plants qui sont parvenus à s'enraciner sont soumis à la compétition par les graminées qui peut être très importante vis-à-vis de l'eau à certaines périodes de l'année. Strictement héliophiles, ces graminées peuvent régresser sur les bords de leurs peuplements par l'extension de l'ombrage ou l'invasion des ronces.

Le *Pteridium aquilinum* et le *Rubus fruticosus* s. l. sont par contre présents à l'état épars dans le stade de futaie, le premier sur sols plus ou moins podzolisés, le second sur sols bruns et lessivés. Bien qu'ils puissent former des peuplements denses dans les ouvertures, ils n'interdisent pas complètement la régénération. Au Gros Fouteau, des 13 clairières couvertes sur plus de la moitié de leur surface par le *Pteridium*, une seule est totalement dépourvue de jeunes hêtres; l'ancienneté de ces clairières, dont 12 sont antérieures à 1967, et peut-être une certaine protection contre les cervidés, qui ne consomment pas la fougère-aigle, concourent à cette présence. Quant à la ronce, une grande partie des halliers cartographiés à la Tillaie en 1970 (BOUCHON *et al.*, 1973) a maintenant disparu, leur emplacement restant occupé par leurs tiges desséchées à l'intérieur de jeunes peuplements de hêtres ou sous des couronnes d'arbres en expansion (exemple fig. 4).

III. — STRUCTURE DES SURFACES REFERMÉES

Les peuplements dont la fermeture complète a provoqué la réduction de surface ou la disparition de clairières entre les deux cartographies successives consistent essentiellement en hêtres et localement en charmes purs ou mêlés de hêtres. Leur densité actuelle, établie sur dix surfaces de 12 m^2, est de 1 à 2,1 tiges par m^2.

Les paramètres dimensionnels de hauteur et de diamètre des tiges dans un même peuplement sont plus ou moins étalés et différemment répartis d'un peuplement à l'autre. Cette diversité est due essentiellement à ce que plusieurs faînées y ont inégalement participé : aucun des peuplements étudiés n'était équienne. L'établissement de régénérations successives est lié aux surfaces laissées libres par les régénérations précédentes; celui-ci cesse lorsqu'il n'y a plus d'espace disponible. La figure 1A illustre le cas d'un jeune peuplement établi dans la partie la plus ensoleillée d'une clairière, avec deux ensembles dimensionnels bien distincts, le plus ancien ayant laissé des vides importants comblés par des faînées postérieures; dans le cas de la figure 1 B, la fermeture, maintenant complète, d'une petite clairière est due pour la moitié de l'effectif à la faînée de 1957 et n'admet que peu de tiges plus jeunes encore vivantes.

Les premières régénérations, qui occupent librement l'espace disponible, répriment, puis éliminent progressivement les régénérations ultérieures. Des tiges mortes encore sur pied dans tous ces peuplements témoignent de cette élimination par compétition. Cette dernière est également à l'origine de différences dimensionnelles importantes qui peuvent se développer entre individus de même âge (fig. 1).

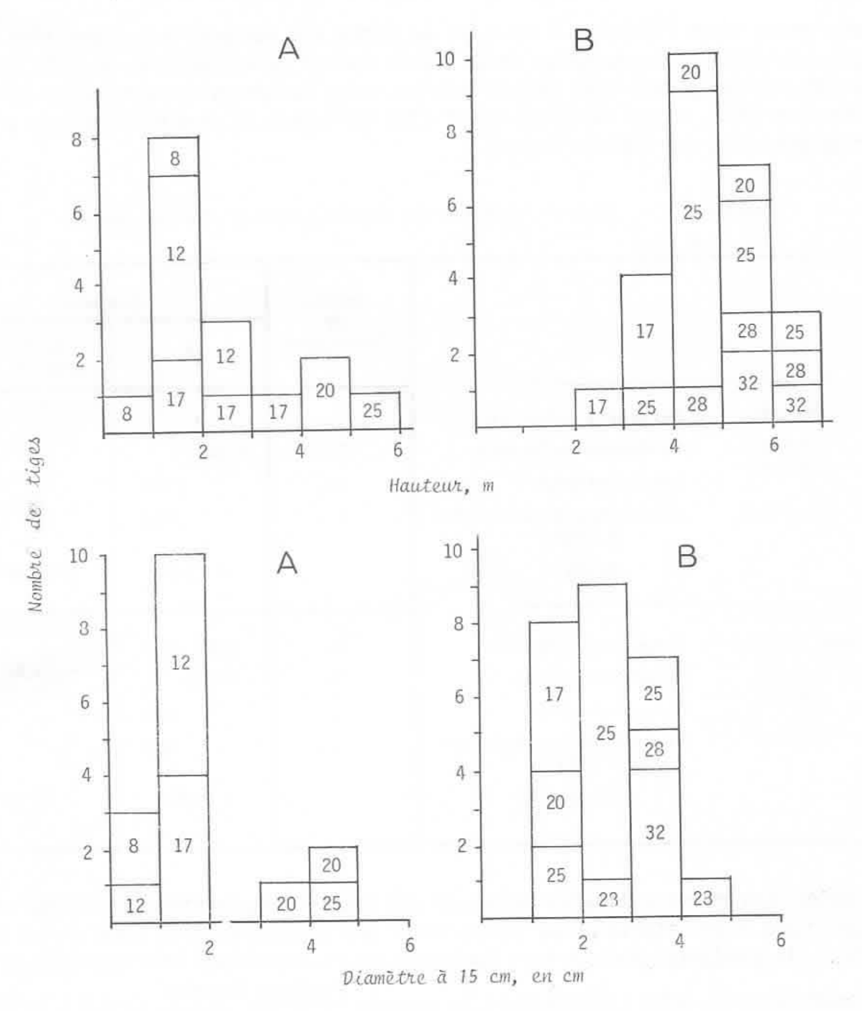


FIG. 1. — Exemples de répartition en classes de hauteur et de diamètre en fonction de l'âge en fin 1982 (indiqué à l'intérieur des colonnes) des tiges de jeunes peuplements fermés de hêtres sur une surface de 12 m².

A : peuplement dans la partie ensoleillée d'une clairière actuelle.
B : peuplement plus âgé dans une clairière refermée.

IV. — BILAN DE L'ÉVOLUTION DES OUVERTURES ENTRE 1968-1971 ET 1980-1981

L'évolution du nombre et de la surface totale des clairières entre les deux cartographies a été exposée dans la première partie de cette publication (FAILLE *et al.*, 1984). Cette évolution est en fait la résultante d'ouvertures et de fermetures, qui ont pu d'ailleurs intervenir dans le cadre d'une même clairière au cours de la période considérée. Le tableau IX expose les éléments de ce bilan.

Les surfaces ouvertes entre les deux inventaires ont été plus importantes à la

Tillaie qu'au Gros Fouteau. Il en a été de même des surfaces refermées; plus de la moitié des surfaces de clairières de la Tillaie étaient cartographiées en 1968 comme occupées par des jeunes tiges encore isolées contre seulement un cinquième au Gros Fouteau en 1971, ce qui est l'indication d'un processus de cicatrisation plus avancé dans la première que dans le second.

TABLEAU IX. — *Bilan de l'évolution des clairières entre les deux inventaires.*

		Nombre de Clairières	Surface	
			m²	% surface totale
TILLAIE	Fermeture complète	132	17310	- 11,2
1968 à 1980-81	Fermeture partielle	75	12240	
	Agrandissement	26	2240	+ 2,34
(26,4 ha)	Clairières postérieures à 1969	50	3930	
	Bilan :		- 23380	- 8,86
GROS FOUTEAU	Fermeture complète	51	3420	- 3,85
1971 à 1980-81	Fermeture partielle	44	3130	
	Agrandissement	15	670	+ 0,7
(17 ha)	Clairières postérieures à 1971	8	500	
	Bilan :		- 5380	- 3,15

Si les changements dans les deux sens ont été plus importants à la Tillaie, même compte tenu d'un intervalle de temps entre les inventaires plus long qu'au Gros Fouteau, la tendance globale vers la fermeture est cependant très marquée et peu différente dans les deux réserves avec un rapport $\frac{\text{surfaces fermées}}{\text{surfaces ouvertes}}$ de 4,8 à la Tillaie et de 5,5 au Gros Fouteau.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les ouvertures causées par la mort des arbres dominants pour des causes diverses qui sont actuellement la sénescence ou les coups de vent (FAILLE *et al.*, 1984) déclenchent des processus complexes tendant les uns vers la fermeture, les autres vers son retardement.

Les processus de fermeture relèvent essentiellement de trois des stratégies énumérées dans l'introduction. La première est la fermeture centripète par *élargissement des couronnes* des arbres adjacents. Ce processus est lent; nos observations sont en conformité avec celles de WOODS & SHANKS (1959) qui constataient que le vide laissé par la mort sur pied de châtaigniers isolés n'était pas entièrement refermé après 25 ans.

Une seconde stratégie est la *libération de tiges* d'âge variable formant un sous-étage d'espèces résistantes à l'ombrage, la levée de la répression par la strate supérieure provoquant une rapide augmentation de croissance. Ce processus a été souvent décrit dans les forêts inexploitées d'Amérique du Nord (SPURR, 1956; WOODS & SHANKS, 1959; MONK, 1961; OLIVER & STEPHENS, 1977; LORIMER, 1981). Dans les réserves de la Tillaie et du Gros Fouteau le sous-étage est presque uniquement constitué de hêtre comme espèce arborescente et, plus localement, de houx comme espèce arbustive. Ces hêtres, fortement réprimés par la canopée, ont un taux de mortalité élevé et un taux de croissance bas; cependant, sous les chênes ou les hêtres dépérissants, et surtout en bordure de clairières, ils peuvent former de petits peuplements plus vigoureux; ce sont précisément les surfaces où les risques d'ouverture sont les plus grands. Il en est de même des houx (CLABAULT & LEMÉE, 1980). Ce sous-étage de hêtres et de houx peut même être localement assez dense pour que la mort d'un arbre ne provoque pas d'ouverture au niveau du sol.

Quant aux autres stratégies de cicatrisation possibles à partir de la végétation préexistante, énumérées dans l'introduction, la production de rejets de souche n'a pas été observée et seul le houx peut participer à la colonisation des vides par ses racines drageonnantes.

A la différence de ces stratégies de cicatrisation par un matériel préexistant, qui commencent à s'exprimer aussitôt après la formation des ouvertures, celle de *régénération* à partir de semis postérieurs à ces ouvertures se met en place progressivement. Plusieurs conditions successives doivent en effet être réunies pour assurer son efficacité : l'arrivée d'une quantité suffisante de diaspores, une faible consommation de celles-ci, la capacité de survie des semis face aux conditions climatiques et biotiques, puis une croissance assez rapide pour occuper l'espace libre aérien et souterrain. Les espèces présentes actuellement dans les réserves ont des comportements différents vis-à-vis de ces étapes successives. Par sa constante prédominance sur les parois des clairières, sa croissance assez rapide, son faible abroutissement et sa capacité concurrentielle vis-à-vis des autres espèces, le hêtre est de loin le mieux représenté dans les régénérations. Le chêne et le charme, dont les individus adultes sont isolés ou en petits groupes, sont défavorisés, le premier surtout qui n'est pas fertile chaque année et produit des semences lourdes; en outre ils sont l'un et l'autre fortement abroutis.

Malgré leur forte production de diaspores adaptées à une dissémination à distance, les espèces intolérantes à l'ombrage qualifiées d' « opportunistes » ou de « nomades », sont à peine représentées dans les ouvertures actuelles (tableau IV) où la proximité de jeunes hêtres ne leur laisse aucun avenir. La présence du frêne ou du bouleau (ce dernier associé au chêne) dans la strate supérieure de quelques anciennes ouvertures proches des lisières conduit cependant à retenir leur implantation comme une des stratégies possibles de fermeture dans le cas de formation de grandes trouées, qui sont défavorables à l'établissement du hêtre. Le contraste est grand avec les forêts de hêtres et érables du nord-est des États-Unis où des pruniers, peupliers, bouleaux, frênes édifient un stade pionnier quasi constant et de plus ou moins longue durée (SPURR, 1956; GOOD & GOOD, 1972; MARKS, 1974; FORCIER, 1975; SKEEN, 1976, etc.).

La rapidité de fermeture des vides par régénération du hêtre est très variable; elle dépend de différents facteurs :

1° abondance et réussite des faînées qui suivent l'ouverture; ainsi, après plusieurs régénérations réussies entre 1955 et 1970, il n'y en a pas eu depuis cette période;

2° dimension des ouvertures, les plus grandes bénéficiant moins des régénérations dans leur partie centrale;

3° risque d'établissement d'héliophytes à extension végétative rapide, graminées, fougère-aigle ou ronce, qui retardent le processus de reconstitution du peuplement ligneux; parmi les mécanismes de successions naturelles décrits par CONNELL & SLATYER (1977), ce dernier répond à leur « modèle d'inhibition »;

4° à ce même modèle se rapportent aussi les fourrés de houx libérés par les ouvertures, sous lesquels les semis de hêtre ne peuvent s'implanter, ce qui dans ce cas peut conduire à l'établissement local d'un stade de longue durée à *Ilex*, considéré comme « stade final de succession » par KOOP (1981);

5° nature du sol : les sols podzolisés, par l'épaisseur de leur couverture orga-

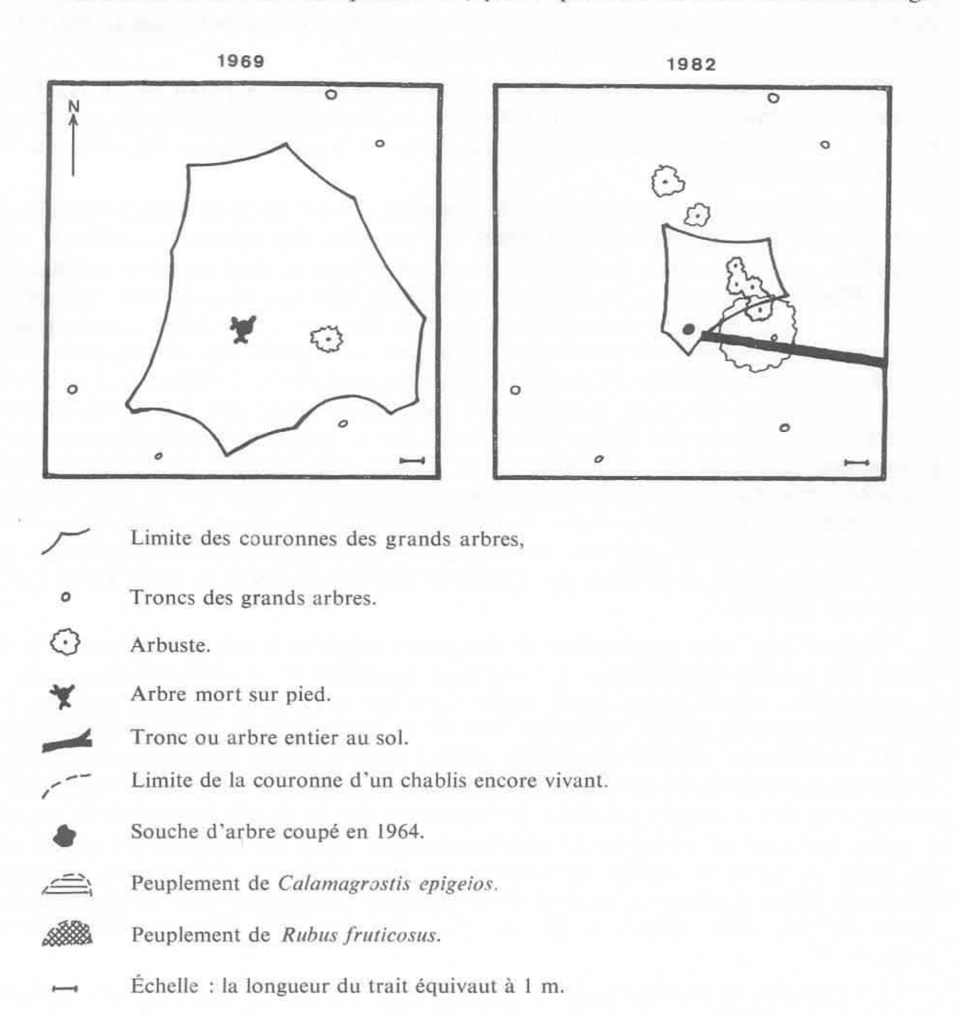


FIG. 2. — Évolution d'une trouée ouverte entre 1965 et 1968 par mort sur pied d'un vieux hêtre. Malgré l'installation de quelques semis, la fermeture est assurée uniquement par accroissement latéral des arbres périphériques.

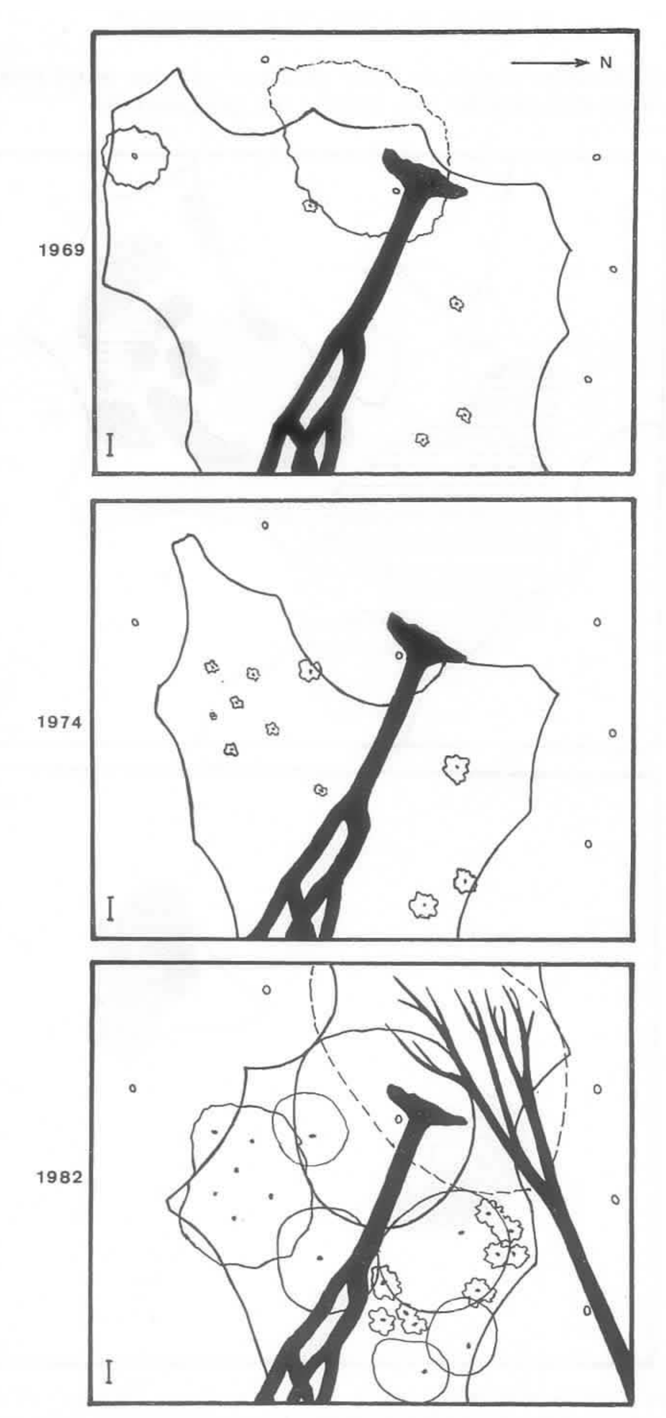


FIG. 3. — Clairière ouverte par chablis en 1967. Fermeture par l'accroissement latéral des arbres périphériques, le développement de jeunes tiges préexistant à l'ouverture et l'établissement d'une régénération tendant à combler le vide par le centre. Un chablis, encore vivant, a agrandi l'ouverture vers 1978-1980.

nique et la colonisation rapide de leurs clairières par des peuplements denses de fougère-aigle, sont défavorables à la réussite des germinations.

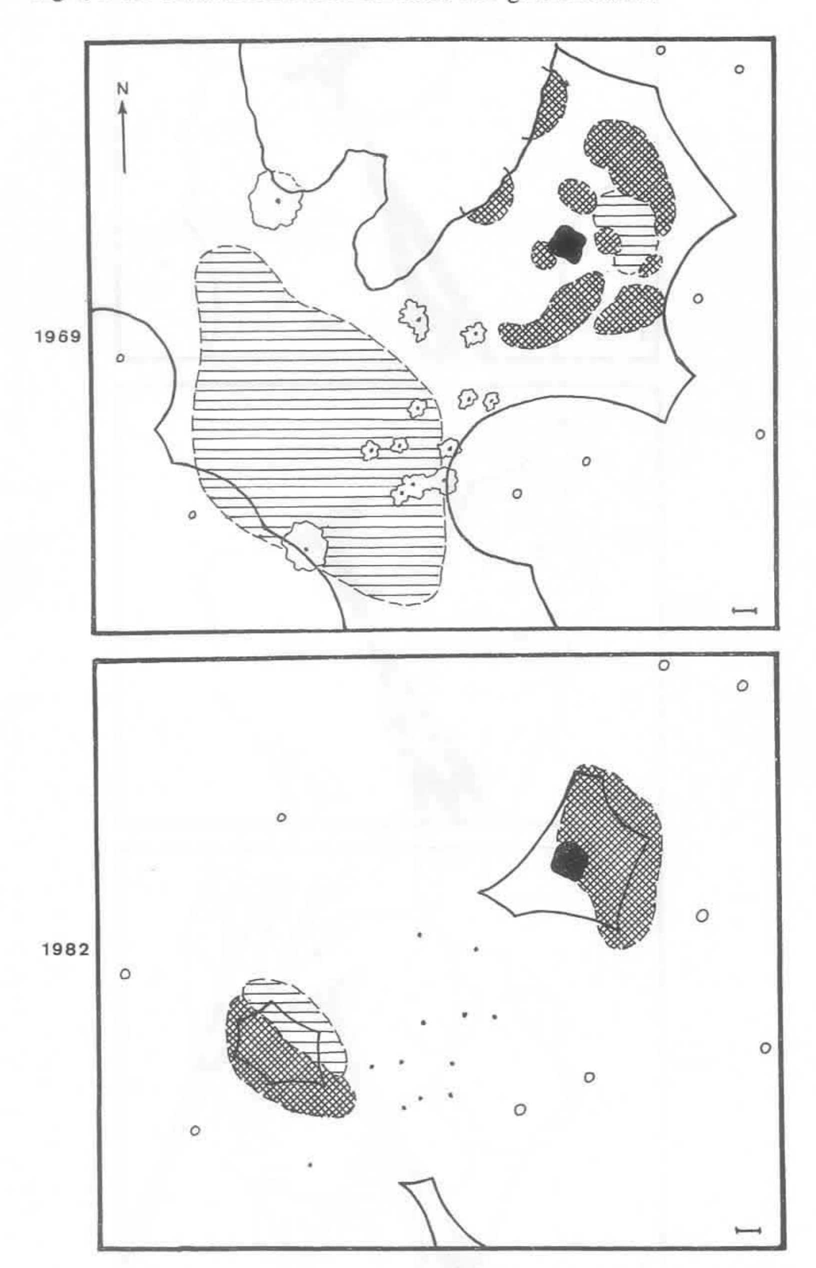


FIG. 4. — Partie d'une clairière étendue résultant d'une coupe en 1964, puis de chablis en 1967 et envahie par *Calamagrostis epigeios* et *Rubus fruticosus*. L'accroissement latéral des arbres périphériques et de jeunes hêtres isolés ou en peuplement fermé ont considérablement réduit l'ouverture et provoqué la régression des héliophytes.

Ainsi l'on peut reconnaître dans la fermeture des clairières par régénération trois stades de durée variable et pouvant coexister en différents points d'une même trouée : un *stade d'attente* antérieur à toute régénération, un *stade de colonisation* où s'établissent des populations ouvertes, un *stade de compétition* lorsque les couronnes sont devenues confluentes. Prenant comme critère l'évolution de la biomasse totale (vivante et morte), BORMANN & LIKENS (1979) ont reconnu, à la suite de coupes à blanc dans une forêt feuillue du New Hampshire, une « phase de réorganisation » d'une durée d'une quinzaine d'années où cette biomasse diminue, suivie d'une « phase d'aggradation » où elle augmente progressivement. En l'absence de données quantitatives sur la vitesse de décomposition des bois morts, nous ne pouvons situer le début de cette seconde phase par rapport aux stades que nous distinguons. Par contre, la description de OLIVER (1981), basée sur les caractères structuraux du peuplement ligneux, nous permet de considérer notre seconde phase, de peuplement ouvert, comme analogue à son « stade d'initiation » et la troisième, où le peuplement est refermé, au début de son « stade d'exclusion des tiges ».

Les trois stratégies de cicatrisation des ouvertures décrites ci-dessus interviennent avec une importance différente où la dimension des vides est déterminante. Dans les petites ouvertures par mort sur pied d'un seul arbre (exemple fig. 2), l'obturation latérale par les couronnes joue un rôle important, les semis qui peuvent apparaître n'atteignent pas la voûte. Dans les grandes clairières où les tiges d'attente antérieures à l'ouverture sont absentes ou rares, l'intervention de régénérations est nécessaire (exemple fig. 3). Si ce processus est retardé par l'établissement d'héliophytes sociales avant celui des semis, l'élargissement des couronnes d'arbres et de jeunes plants antérieurs à l'installation de ces héliophytes provoque leur régression (exemple fig. 4).

Dans la mosaïque des stades d'évolution cyclique qui caractérisent une forêt inexploitée, les vides constituent l'élément le plus instable en raison de l'irrégularité de leur apparition et de leur durée. Depuis les tempêtes de 1967, leur surface est dans une phase de nette réduction, avec cependant une instabilité sensiblement plus grande à la Tillaie, où les surfaces relatives ouvertes en 10 ans ont été 2,6 fois plus importantes et les fermetures 2,24 fois plus importantes qu'au Gros Fouteau, montrant ainsi un taux de renouvellement plus élevé. En faisant l'hypothèse que la dynamique d'ouverture et de fermeture se poursuive sans changements quantitatifs par rapport à celle observée au cours de la décade 1970-1980 (tableau IX), les surfaces ouvertes atteindraient des valeurs minimales vers 1990 au Gros Fouteau et 1994 à la Tillaie, mais il s'agit d'une hypothèse optimiste car, d'une part, une brusque augmentation des chutes d'arbres peut intervenir auparavant sous l'effet de forts coups de vent dont la fréquence et la magnitude sont irrégulières, et d'autre part les surfaces non encore refermées sont en partie soumises aux facteurs de ralentissement de la fermeture qui ont été décrits plus haut.

BIBLIOGRAPHIE

BORMANN F. E. & LIKENS G. E., 1979. — *Pattern and process in a forested ecosystem.* Springer-Verlag, New York, 253 p.

BOUCHON J., FAILLE A., LEMÉE G., ROBIN A. M. & SCHMITT A., 1973. — Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. Labor. Écol. vég. Univ. Paris-Sud, Orsay, 10 p., 3 cartes.

CLABAULT G., 1978. — *Étude écologique du houx* (Ilex aquifolium L.). *Analyse stationnelle et étude écophysiologique de la photosynthèse.* Thèse 3[e] cycle Univ. Paris-Sud, Orsay, 145 p.

CLABAULT G. & LEMÉE G., 1980. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VII : Structure et fonctions des peuplements de houx *(Ilex aquifolium* L.). *Rev. d'Écol. (Terre et Vie)*, **34**, 317-334.

CONNELL J. H. & SLATYER R. O., 1977. — Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Naturalist*, **111**, 1119-1144.

FAILLE A. & FARDJAH M., 1977. — Structure et évolution des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. en forêt de Fontainebleau. *Œcol. plant.*, **12**, 323-341.

FAILLE A., LEMÉE G. & PONTAILLER J. Y., 1984. — Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (Réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). I: Origine et état actuel des ouvertures. *Acta Œcologica, Œcol. gener.*, **5**, 1, 35-51.

FALINSKI J. B., 1978. — Uprooted trees: their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio*, **38**, 175-183.

FARDJAH M., LEMÉE G. & PONTAILLER J. Y., 1980. — Dynamique comparée de l'eau sous hêtraie et dans des coupes nues ou à *Calamagrostis epigeios* en forêt de Fontainebleau. *Bull. d'Écol.*, **11**, 11-31.

FORCIER L. K., 1975. — Reproductive strategies and the co-occurrence of tree species. *Science*, **189**, 808-810.

GOOD N. F. & GOOD R. E., 1972. — Population dynamics of tree seedlings and saplings in a mature eastern hardwood forest. *Bull. Torrey Bot. Club.*, **90**, 172-178.

GUILLET B. & ROBIN A. M., 1972. — Interprétation et datation par le ^{14}C d'horizons Bh de deux podzols humo-ferrugineux, l'un formé sous callune, l'autre sous hêtraie. *C. R. Ac. Sci. Paris*, **274**, 2859-2862.

HARPER J. L., 1977. — *Population biology of plants*. Acad. Press, London, 892 p.

HUSS J., 1972. — Die Entwicklung von Buchenjungwüchsen auf einer Naturverjüngsfläche. *Der Forst und Holzwirt*, 56-58.

INGRAIN P., 1979. — *Observations sur la glandée, la germination, la croissance et la survie des semis de chêne* (Quercus sessiliflora) *dans deux parcelles de la forêt de Fontainebleau*. Thèse Doct. 3e cycle, Univ. Paris-Sud, Orsay, 144 p.

KOOP H., 1981. — Vegetatiestruuctuur en dynamick van twee natuurliuke bossen: het Neunburger en Hasbrucker Urwald. Pudoc, Wageningen, Centrum Landbouwkundige Onderzoekingen 904, 112 p. (english summary).

LE LOUARN H. & SCHMITT A., 1972. — Relations observées entre la production de faînes et la dynamique de population du mulot *(Apodemus sylvaticus* L.) en forêt de Fontainebleau. *Ann. Sci. for.*, **38**, 205-214.

LEMÉE G., 1978. — La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In: *Problèmes d'Écologie, Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres*, Masson, Paris, 75-128.

LE TACON F., 1982. — Régénération naturelle : influence des conditions du sol et de sa préparation. In: *Le Hêtre*, I. N. R. A. Paris, 229-230.

LE TACON F., OSWALD H., PERRIN R., PICARD J. F. & VINCENT J. P., 1976. — Les causes de l'échec de la régénération naturelle du hêtre à la suite de la faînée de 1974. *Rev. for. franç.*, **28**, 427-446.

LE TACON F. & OSWALD H., 1978. — La régénération naturelle du hêtre *(Fagus silvatica)*. *103e Congr. Soc. sav., Sciences*, Nancy, 131-148.

LORIMER C. G., 1981. — Survival and growth of understory trees in oak forests of the Hudson Highlands, New York. *Canad. J. Forest Res.*, **11**, 689-695.

MARKS P. L., 1974. — The role of pine cherry *(Prunus pennsylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwoods ecosystems. *Ecol. Monogr.*, **44**, 73-88.

MONK C. D., 1961. — The vegetation of the William L. Hutcheson Memorial Forest, New Jersey. *Bull. Torrey Bot. Club*, **88**, 156-165.

OLIVER C. D., 1981. — Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecol. and Manag.*, **3** (1980-1981), 153-158.

OLIVER C. D. & STEPHENS E. P., 1977. — Reconstruction of a mixed-species forest in Central New England. *Ecol.*, **58** 562-572.

OSWALD H., 1982. — Importance et périodicité des faînées; influence des facteurs climatiques et sylvicoles. In: *Le Hêtre*, I. N. R. A. Paris, 229-230.

PETERKEN G. F., 1966. — Mortality of holly *(Ilex aquifolium* L.) seedlings in relation to natural regeneration in the New Forest. *J. of Ecol.*, **54**, 259-269.

PETERKEN G. F. & LLOYD P. S., 1967. — Biological Flora of the British Isles: *Ilex aquifolium* L. *J. of Ecol.*, **55**, 841-858.

PONTAILLER J. Y., 1979. — *La régénération du hêtre en forêt de Fontainebleau; ses relations avec les conditions hydriques stationnelles.* Thèse 3e cycle, Univ. Paris-Sud, Orsay, 98 p. + annexes.

RENARD C., 1971. — Quelques caractères des auxiblastes chez le hêtre en Haute-Ardenne. *Lejeunia*, **59**, 1-14.

SHAW M. W., 1968. — Factors affecting the natural regeneration of sessile oak *(Quercus petraea)* in North Wales. I: A preliminary study of acorn production, viability and losses. *J. of Ecol.*, **56**, 565-583.

SKEEN J. N., 1976. — Regeneration and survival of woody species in a naturally-created forest opening. *Bull. Torrey Bot. Club*, **103**, 259-265.

SPURR S. H., 1956. — Natural restocking of forests following the 1938 hurricane in central New England. *Ecology*, **37**, 443-451.

THIEBAUT B., 1982. — Physiologie de la croissance : formation des rameaux. In: *Le Hêtre*, I. N. R. A. Paris, 169-174.

VINCENT J. P., 1977. — Interaction entre les micromammifères et la production de semences forestières. *Ann. Sci. for.*, **34**, 77-87.

WATT A. S., 1919. — On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. *J. of Ecol.*, 7, 173-203.

WATT A. S., 1923. — On the ecology of british beechwoods with special reference to their regeneration. I: The causes of failure of natural regeneration of the beech *(Fagus silvatica* L.). *J. of Ecol.*, **11**, 1-46.

WATT A. S., 1925. — On the ecology of british beechwoods with special reference to their regeneration. II: The development and structure of beech communities on the Sussex Downs. *J. of Ecol.*, **13**, 27-73.

WOODS F. W. & SHANKS R. E., 1959. — Natural replacement of chestnut by other species in the Great Smoky Mountains National Park. *Ecology*, **48**, 349-361.